

黄鳍减数分裂和联会复合体组型分析

马 昆 施立明

(中国科学院昆明动物研究所)

关键词 染色体组型 联会复合体 减数分裂 黄鳍

联会复合体 (Synaptonemal Complex, SC) 是减数分裂前期同源染色体配对形成的一种非永久性核内细胞器, 同染色体配对、遗传交换以及染色体的分离有着密切的关系。自Moses和Fawcett的早期工作以来, 围绕着SC的结构、行为及化学组成等开展了大量的工作, 积累了丰富的资料。近年来, 由于界面铺张技术的发展, 进一步推动了SC的深入研究及其在各方面的实际应用。迄今为止, 已有大量关于哺乳动物、鸟类、昆虫及一些植物SC的研究报道 (施立明, 1986)。然而, 有关鱼类减数分裂, 特别是SC的研究尚为数不多。根据我们查阅到的文献, 仅见Foresti等 (1983) 对齐利罗非鱼 (*Tilapia rendalli*) 的SC作过初步的光镜观察。

黄鳍 (*Monopterus albus* Zuiew) 属合鳃目 (Symbranchiformes)、合鳃科 (Symbranchidae) 黄鳍属 (*Monopterus*) (Tim, 1981)。黄鳍的染色体数目较少 ($2n=24$), 在已有过染色体数记录的鱼类中, 仅次于 *Aphyosemion celiacae* 和 *Pterolebias longinnis* (两者均为 $2n=20$), 黄鳍的另一个特点是生活史中有性别逆转现象。有关黄鳍的细胞遗传学研究, 曾有过体细胞染色体常规组型、C带及G带的报道 (李渝成等, 1982; 刘凌云, 1983; Kitada, 1972)。鉴于黄鳍染色体数目少, 便于进行减数分裂分析, 本工作就黄鳍减数分裂, 特别是联会复合体的结构、行为、组型分析及性别决定等作了较详细的观察和讨论。

材 料 与 方 法

联会复合体的制备: 取出性成熟黄鳍 (体长200—550毫米) 的性腺并剪碎。用0.5% KCl在室温下低渗15—20分钟, 常规离心, 弃上清液, 采用界面铺张方法 (Moses, 1977) 制备SC标本。按Howell等 (1980) 的方法对SC进行硝酸银染色。在光镜下找到SC分散良好的细胞, 并将其转移到单孔铜网上, 用日立 H-300电镜观察, 联会复合体的测量参

* 本工作在电镜工作中得到刘德胜、谢庆春二同志的协助, 谨此致谢。

本文1985年12月16日收到, 1986年7月22日收到修改稿。

考 Weng Kong Sung等 (1982) 的方法, 现简述如下: 用一根细铜线, 沿 SC 的径迹弯曲, 然后将其拉直测量。以测量结果除以照片的放大倍数即可得到被测SC的实际长度。以10个细胞的测量结果计算 SC 的平均相对长度, 并与相应的有丝分裂染色体的相对长度作相关性统计学分析。根据计算结果绘制黄鳍的SC组型图。

减数分裂染色体标本制备按Evans等 (1964) 的方法略加改进。取出性腺, 在0.5% KCl水溶液中剪碎, 室温下低渗25—30分钟, 甲醇、冰醋酸 (3:1) 固定, 常规离心, 空气干燥法制片, Giemsa (pH=6.8) 染色。

有丝分裂染色体标本的制备参照李渝成等 (1982) 鱼类肾细胞短期培养法, 空气干燥法制片, 硝酸银染色以显示核仁组织者 (NOR)。

结果与讨论

黄鳍体细胞染色体数 $2n=24$, 全部为端着丝粒染色体, 未发现异形染色体, 染色体的长度呈连续递减。硝酸银染色显示第7号染色体上有一对 NOR, 其位置在离着丝粒约1/3长臂处 (图 I C)。

减数分裂细线期可见单根细长的染色线 (图 I A)。在晚偶线期, 同源染色体的大部分区域已经配对, 少数区域配对尚未完成 (图 I B)。随着偶线期进一步发展, 细胞进入粗线期, 同源染色体完成配对, 形成12条双价体 (图 I C)。终变期, 同源染色体彼此分离, 染色体高度浓缩, 交叉端化, 可见两种交叉类型: 中间交叉 (interstitial chiasmata) 和端交叉 (terminal chiasmata) (图 I D)。图 I E为中期 I 细胞, 可见染色体数目已减半, 姐妹染色单体之间的距离分得很开, 仅在着丝粒区域相连, 与有丝分裂中期染色体的形态有明显差异。看来, 黄鳍减数分裂各时期的区分及形态特征和脊椎动物的典型减数分裂过程相似, 并无明显的区别。

同源染色体的联会或SC的形成完成于粗线期。在电镜下, 黄鳍的银染 SC 结构与其

Table I. Relative lengths of SCs Compared with that of Somatic Chromosomes

No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
\bar{M}_{sc}	0.115	0.104	0.096	0.092	0.086	0.082	0.079	0.078	0.072	0.070	0.067	0.060
S.D.	0.003	0.003	0.005	0.003	0.003	0.002	0.003	0.003	0.004	0.002	0.002	0.07
C.V.(%)	2.5	3.1	5.6	3.8	4.0	2.8	3.2	3.2	5.9	2.8	3.0	10.8
\bar{M}_s	0.018	0.104	0.094	0.090	0.087	0.083	0.079	0.076	0.072	0.071	0.067	0.057
S.D.	0.005	0.002	0.003	0.002	0.003	0.002	0.002	0.001	0.002	0.001	0.002	0.002
C.V.(%)	4.4	1.9	3.3	2.2	3.4	1.8	2.6	0.8	2.4	1.7	2.9	3.0

a. Relative length = absolute length / Σ absolute lengths

b. \bar{M}_{sc} : mean length of SC

c. \bar{M}_s : Mean length of somatic chromosomes

d. $CV = SD / \bar{M} \times 100\%$

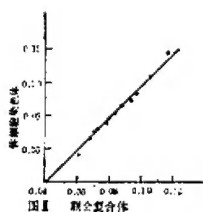


图 1

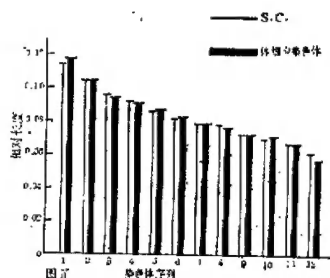


图 2

他动物的 SC 相似。两条侧轴紧密相靠, 端粒略膨大, SC 的一端还可可见染色较深的着丝粒 (图 1 A)。

根据 10 个 SC 长度适中、分散良好的粗线期细胞的测量结果, 统计计算各条 SC 的相对长度。结果表明, SC 的相对长度相当恒定, 同有丝分裂染色体的相对长度有显著相关关系 (相关系数 $r=0.996$) (表 I, 图 1), 按 SC 长度递减的顺序绘制黄鳍 SC 组型图 (图 4)。

众所周知, 染色体组型是各种生物的一个基本的细胞遗传学特征。因此, 在细胞遗传学中, 组型模式图的绘制是一项重要的基础工作。以往通常根据有丝分裂染色体的相对长度、臂比指数以及其他形态学特征来绘制。由于有丝分裂染色体收缩较短, 对于一些较小的染色体, 往往不能精确确定其着丝粒的位置。大多数鱼类的染色体多而小, 而鱼类染色体分带技术还不完善, 这给绘制染色体组型图带来很大困难。近年来, 由于 SC 研究技术的不断改进, 对 SC 的结构、行为、功能以及化学组成的研究引起了人们极大的兴趣。同时, 由于在减数分裂前期 SC 的数目为 n , 比体细胞染色体少一半, 并且 SC 长度的测量和着丝粒位置的确定更精确而且也较容易进行。因此, 人们开始以 SC 为对象, 绘制生物的 SC 组型模式图。以往的研究表明, 根据 SC 相对长度及着丝粒位置绘制的 SC 组型图同常规体细胞组型图有很好的吻合性。本工作表明, 鱼类 SC 分析及其组型图的绘制将是说明鱼类细胞遗传学特征的一个重要手段。

黄鳍有丝分裂染色体中有一对 Ag-NOR (图 1 C), 但在界面铺张法制备的粗线期细胞标本中, 未发现 Ag-NOR 或核仁, 这可能是由于黄鳍粗线期细胞中 NOR 活性不强, 也可能是标本制备时界面张力过大, 导致银染物质消失的缘故。

现已知道, 有性染色体分化的真骨鱼并不多。在上千种作过细胞遗传学分析的真骨鱼中, 有异形性染色体的不过 30 种而已, 其中包括 XX/XY、XX/XO、ZW/ZZ 以及多个性染色体等类型 (Yoshio, 1983)。

黄鳍有无性染色体分化, 这是迄今尚有争议的问题。Kitada (1972) 和李渝成等 (1982) 根据黄鳍体细胞染色体组型分析资料, 认为不存在异形染色体。刘凌云 (1983) 通过 G 带分析, 发现黄鳍有异形染色体, 并认为是异形性染色体。一般来说, 体长在 200 毫米以下的黄鳍全为雌体, 体长在 220 毫米左右的黄鳍开始性逆转, 体长在 530 毫米以上的全为雄体 (伍献文, 1979)。我们分析了 20 多条体长从 200 毫米至 550 毫米黄鳍的体细

胞和生殖细胞, 均未发现异形染色体。

如果黄鳝的确有与性别决定有关的异形染色体, 那么在其减数分裂, 尤其是 SC 的行为中就应有所反映。通常, 在减数分裂中, 异形性染色体有同常染色体完全不同的特殊结构与行为。如性染色体不完全配对、自身折迭形成“发夹”状结构、在硝酸银染色时表现出较强的嗜银性等等 (Egozue, 1983)。根据我们对黄鳝 SC 的观察, 并未发现这类特征性结构或迹象。因此, 即使在黄鳝核型中有异形染色体存在, 但这是否能说明同性期决定有关尚无充足证据。类似的情况也见于欧洲鳗鲡 (*Anguilla anguilla*), 其生活史中有性别逆转, 核型中有异形染色体。过去认为欧洲鳗鲡的性别决定为 ZW/ZZ 型 (Passakas, 1976; Paris, 1981)。Wiberg (1983) 仔细观察了两性个体的体细胞和生殖腺, 发现欧洲鳗鲡两性个体均有异形染色体, 并指出这种异形染色体仅是一种染色体多态现象, 与性别决定无关。

我们的初步工作表明, 虽然鱼类 SC 标本制备及组型分析技术还有待进一步完善, 但无论是作为鱼类细胞遗传学的一个重要特征或研究一些重要的遗传学现象, SC 分析无疑是一种新的有效手段。

参 考 文 献

- 伍献文等 1979 中国经济动物志, 淡水鱼类, 第二版: 131—132 科学出版社
- 李瀚成等 1982 武汉大学学报 (自然科学版) 1: 55—58
- 刘凌云 1983 遗传学报 10(3): 230—234
- 施立明 1986 减数分裂染色体研究的新进展——联合复合体分析及其应用。生物科学动态 (5): 5—11
- Evans, E. P., Breckon G., Ford C. E. 1964 *Cytogenetics* 3: 289—294
- Egozue, J. 1983 In "Progress and Topics in Cytogenetics" Vol. 3A Cytogenetics of the Mammalian X Chromosomes Behavior. P. 107—130 (edited by Avery A. Sandberg)
- Foresti, F. L. F. Almeida Toledo, & S. Pathak 1983 *J. Heredity*, 74: 127—128
- Howell, W. M., Black, D. A. 1980 *Experientia*, 36: 1014—1015
- Kitada Jin-ichi & Masayuki Tagawa 1972 *La Kromsomo*. 88-89: 2804—2807
- Moses, M. J. 1977 *Chromosoma*, 60: 99—137
- Passakas, T. 1976 *Folia Biol.* 24: 239—244
- Paris, E. H. & Grim, H. 1981 *Cytogenet. Cell Genet.* 31: 167—174
- Tim M. Berra 1981 An Atlas of Distribution of the Freshwater Fish Families of the world. (Foreword by R. M. McDowall) University of Nebraska Press, Lincoln and London
- Wiberg, U. H. 1983 *Cytogenet. Cell Genet.* 36: 589—598
- Weng Kong Sung & Georgiana Jagiello 1982 *Can. G. Genet. Cytol.* 24: 675—680
- Yoshio Ojima 1983 In "Chromosome in Evolution of Eukaryotic Groups" Vol. I. P. 111—145, (edited by A. K. Sharma, A. Sharma) CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida

MEIOSIS AND SYNAPTONEMAL COMPLEX KARYOTYPE OF THE EEL (*Monopterus albus* ZUIEW)

Ma Kun Shi Liming

(Kunming Institute of Zoology, Academia Sinica)

The progression of the prophase stages of meiosis in Eel (*Monopterus albus* Zuiw) gonads has been reported from a series of observations of Eels whose body lengths range from 200 mm to 550 mm. With a combination of surface spreading and silver staining techniques synaptonemal complexes (SCs) of the Eel were observed by electron microscopy. Twelve SCs are formed during the pachytene and no heteromorphic chromosomes is found. The SC karyotype of the Eel has been constructed.

Key words Karyotype Synaptonemal complex Meiosis Eel

Ma kun & Shi Liming: Meiosis and Synaptonemal Complex
Karyotype of the Eel (*Monopterus albus* Zuiew)

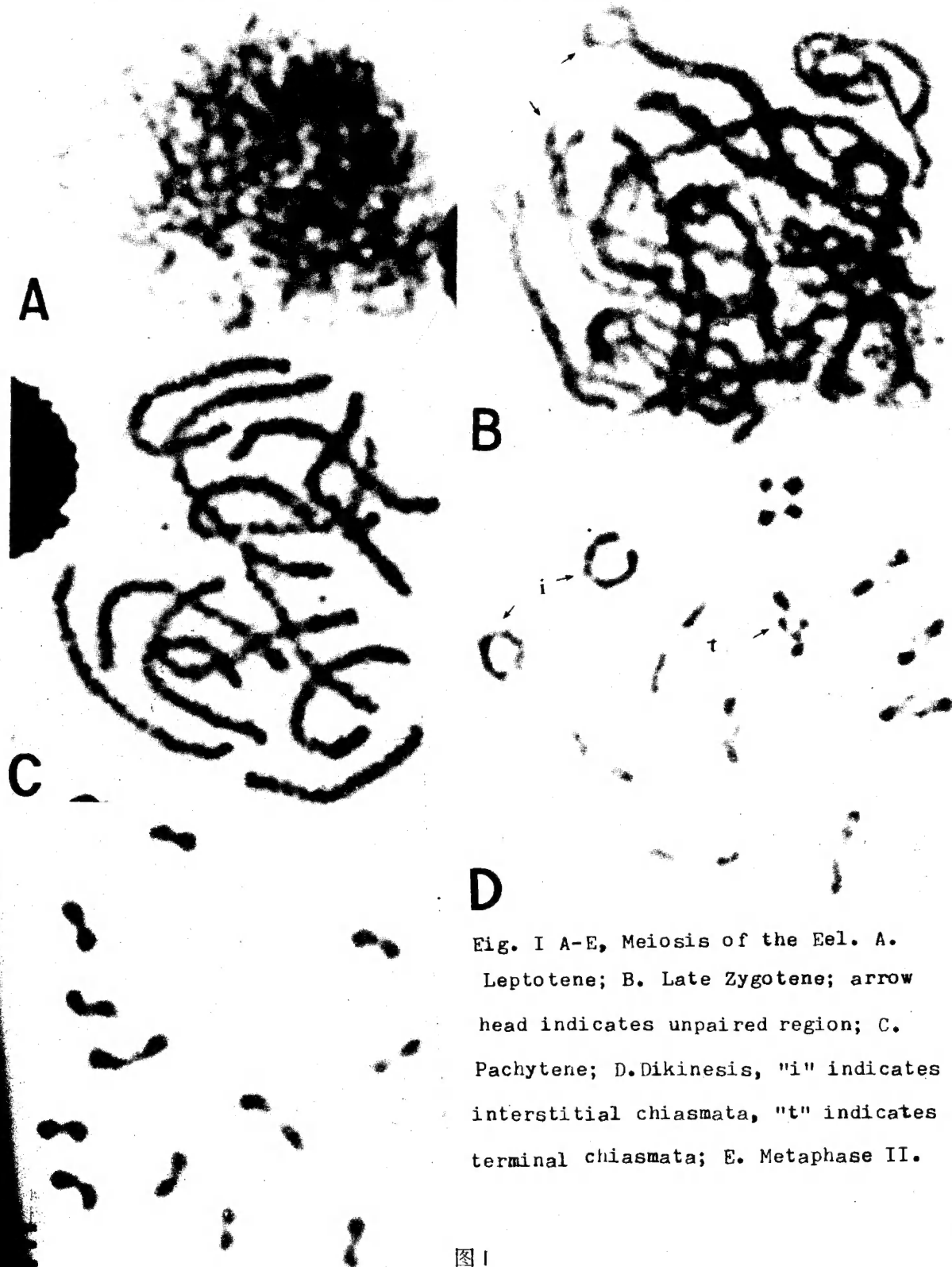


Fig. 1 A-E, Meiosis of the Eel. A. Leptotene; B. Late Zygotene; arrow head indicates unpaired region; C. Pachytene; D. Diakinesis, "i" indicates interstitial chiasmata, "t" indicates terminal chiasmata; E. Metaphase II.

Ma Kun & Shi Liming: Meiosis and Synaptonemal Complex Karyotype of the Eel
(*Monopierus albus* Zuiew)

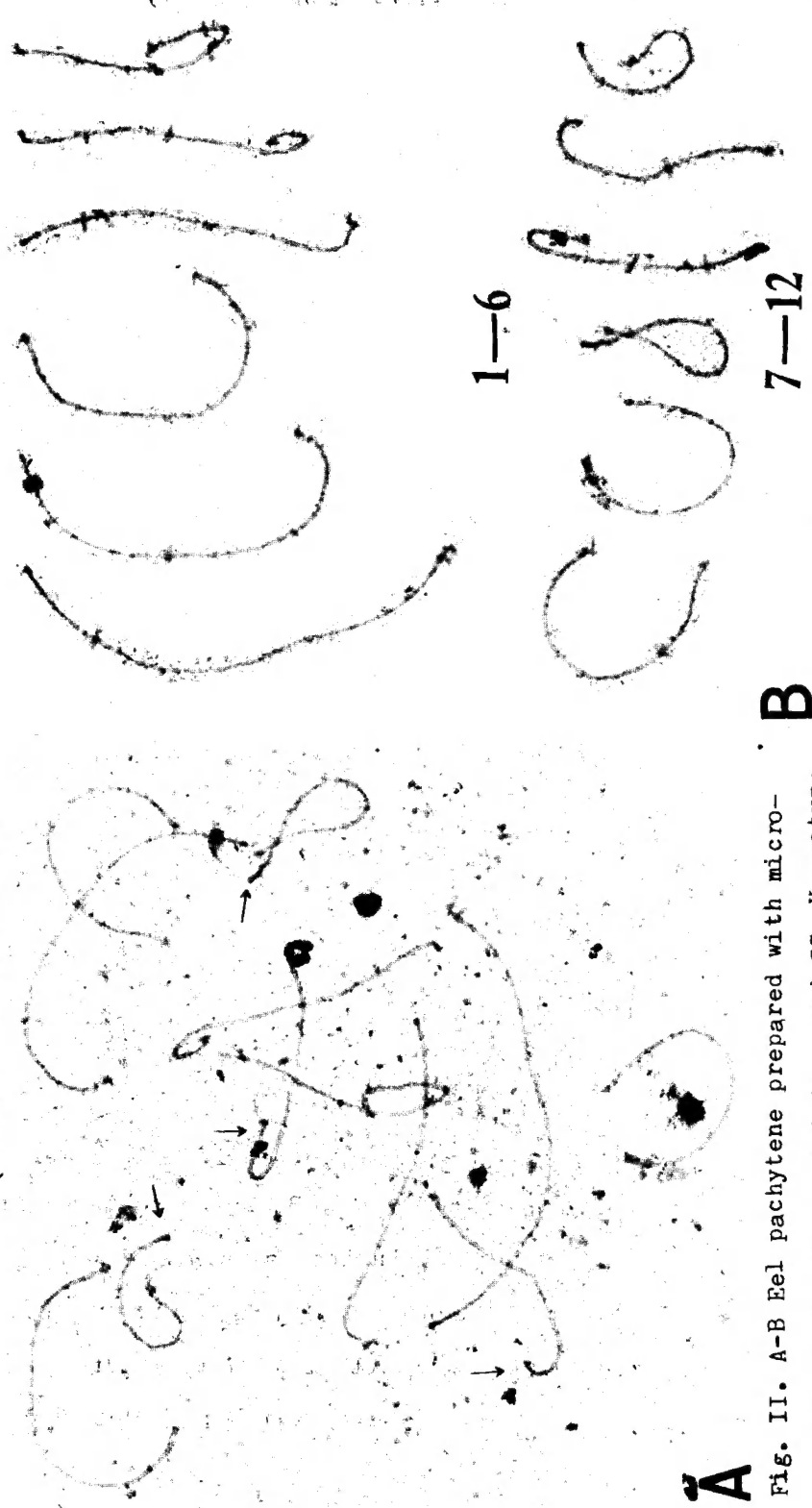


Fig. II. A-B Eel pachytene prepared with microspreading, silver-staining, and SC Karyotype, arrow heads indicate Kinetochores, (3,200X)
C. silver-stained karyotype, showing

NORs (arrow)